

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS.

Année 1909

N°

258

THÈSE

POUR

LE DOCTORAT EN MÉDECINE

Présentée le Mercredi 19 Mai 1909 à 1 heure

Par **D. ALVERGNAT**

Né à Vauchassis (Aube), le 29 octobre 1882

Ancien Externe des Hôpitaux

OBSERVATIONS

SUR LE DÉVELOPPEMENT DU

Tissu musculaire des Batraciens

Président : M. NICOLAS, professeur.

Juges : MM. SECOND et HARTMANN.
BRANCA, agrégé.

PARIS
IMPRIMERIE DES FACULTÉS

A. MICHALON

10, Rue de Vaugirard, 10 (près l'Odéon)

1909

THÈSE

POUR LE DOCTORAT EN MÉDECINE

822



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Année 1909

N°

THÈSE

POUR

LE DOCTORAT EN MÉDECINE

Présentée le Mercredi 19 Mai 1909, à 1 heure

Par **D. ALVERGNAT**

Né à Vauchassis (Aube), le 29 octobre 1882

Ancien Externe des Hôpitaux

OBSERVATIONS

SUR LE DÉVELOPPEMENT DU

Tissu musculaire des Batraciens

Président : M. NICOLAS, professeur.

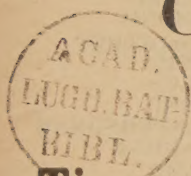
Juges : { MM. SECOND et HARTMANN.
BRANCA, agrégé.

PARIS
IMPRIMERIE DES FACULTÉS

A. MICHALON

10, Rue de Vaugirard, 10 (près l'Odéon)

1909



FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

Doyen		M. LANDOUZY
Professeurs		MM.
Anatomie.....		NICOLAS
Physiologie.....		CH. RICHET
Physique médicale.....		GARIEL
Chimie organique et chimie générale.....		GAUTIER
Parasitologie et Histoire naturelle médicale.....		BLANCHARD
Pathologie et Thérapeutique générales.....		BOUCHARD
Pathologie médicale.....		{ BRISSAUD
		{ DEJERINE
Pathologie chirurgicale.....		LANNELONGUE
Anatomie pathologique.....		PIERRE MARIE
Histologie.....		PRENANT
Opérations et appareils.....		HARTMANN
Pharmacologie et matière médicale.....		POUCHET
Thérapeutique.....		GILBERT
Hygiène.....		CHANTEMESSE
Médecine légale.....		THOINOT
Histoire de la médecine et de la chirurgie.....		CHAUFFARD
Pathologie expérimentale et comparée.....		ROGER
Clinique médicale.....		{ HAYEM
		{ DIEULAFOY
		{ DEBOVE
		{ LANDOUZY
Maladies des enfants.....		HUTINEL
Clinique de pathologie mentale et des maladies de l'encéphale.....		GILBERT BALLTE
Clinique des maladies cutanées et syphilitiques.....		GAUCHER
Clinique des maladies du système nerveux.....		RAYMOND
Clinique chirurgicale.....		{ PIERREDELBET
		{ QUENU
		{ RECLUS
		{ SEGOND
Clinique ophtalmologique.....		DE LAPERSONNE
Clinique des maladies des voies urinaires.....		ALBARRAN
Clinique d'accouchements.....		{ PINARD
		{ BAR
		{ RIBEMONT - DES
		{ SAIGNES
Clinique gynécologique.....		POZZI
Clinique chirurgicale infantile.....		KIRMISSON
Clinique thérapeutique.....		A. ROBIN
Agrégés en exercice		
MM.		
AUVRAY	CUNÉO	LAUNOIS
BALTHAZARD	DEMELIN	LECÈNE
BRANCA	DESGREZ	LEGRY
BESANÇON FERN.	DUVAL PIERRE	LENORMANT
BRINDEAU	GOSSET	LÉPER
BROCA ANDRÉ	GOUGET	MACAIGNE
BRUMPT	JEANNIN	MAILLARD
CARNOT	JEANSELME	MARION
CASTAIGNE	JOUSSET ANDRÉ	MORESTIN
CLAUDE	LABBÉ MARCEL	MULON
COUVELAIRE	LANGLOIS	NICLOUX
		NOBÉCOURT
		OMBREDANNE
		POTOCKI
		PROUST
		RENON
		RICHAUD
		RIEFFEL
		SICARD
		ZIMMERN

Par délibération en date du 9 décembre 1798, l'Ecole a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui seront présentées doivent être considérées comme propres à leurs auteurs, et qu'elle n'entend leur donner aucune approbation ni improbation.

A LA MÉMOIRE DE MA MÈRE

A MON PÈRE

A MA SŒUR

A MA FIANCÉE

INTRODUCTION

Au moment de terminer nos études médicales, nous venons apporter un modeste témoignage de reconnaissance à nos maîtres des hôpitaux MM. BARIÉ, GUINARD, le professeur A. ROBIN, à notre regretté maître le professeur BERGER et surtout à M. le Docteur DENY et à M. le Professeur QUÉNU dans le service desquels nous avons travaillé en qualité d'externe.

Nous remercions également M. le Professeur NICOLAS de ce qu'il a bien voulu accepter la présidence de cette thèse.

Mais nous sommes particulièrement heureux d'apporter nos remerciements les plus sincères à notre maître M. BRANCA qui a éveillé en nous le goût de l'Histologie, qui nous a inculqué les premiers principes de cette science et la technique à suivre pour obtenir les meilleurs résultats. C'est lui qui nous a fourni le matériel nécessaire à nos recherches et même il nous a confié, pour les étudier, quelques unes de ses propres coupes.

De plus, pendant toute la durée de nos recherches il n'a cessé de nous prodiguer les idées et les conseils. Nous profitons donc de l'occasion qui se présente pour témoigner à M. BRANCA l'expression de notre vive gratitude.

CHAPITRE I

Morphogénèse du Tissu musculaire

Bien que la contractilité des protozoaires soit due, comme chez les métazoaires, à une différenciation de filaments protoplasmiques appelés myonèmes, nous n'insisterons pas sur ce rudiment de fibrille, organe de la contraction, parce que la vraie myofibrille, caractéristique de la cellule musculaire, n'existe que chez les métazoaires.

Parmi les cellules épithéliales ectodermiques ou endodermiques des spongiaires et des cœlentères, certaines conservent à leur pôle apical le caractère épithélial alors qu'à leur base élargie et ramifiée le protoplasma se différencie en fibrilles. Ces cellules sont appelées épithélio-musculaires; nous n'en parlerons pas davantage, bien qu'on les retrouve sous une forme un peu différente chez les vertébrés.

Chez les métazoaires supérieurs, on peut trouver par exception des muscles d'origine épithéliale, c'est-à-dire ectodermiques, mais il est de règle que la muscu-

lature tire son origine, en majeure partie, du mésoderme. Nous étudierons la morphogenèse de ce tissu musculaire mésodermique chez les batraciens et chez les oiseaux.

On sait, aujourd'hui, que chez les embryons de vertébrés, le mésoderme subit une segmentation et que chaque segment primordial est creusé d'une cavité primitive ou secondaire qui est une dépendance du cœlome. On distingue dans le mésoderme primordial 3 parties: à la partie dorsale l'épimère ou protovertèbre, dont la cavité s'appelle le myocœlome. C'est la protovertèbre qui donnera naissance aux muscles qui constituent l'objet de cette thèse; — à la partie ventrale l'hypomère ou plaque latérale qui donnera la paroi de l'intestin; — entre l'épimère et la plaque latérale, le mésomère ou plaque intermédiaire qui donnera naissance aux organes excréteurs.

Les muscles qui naissent de ce mésoderme sont les uns épithéliaux; ce sont des muscles somatiques, muscles du corps et des membres et par conséquent volontaires. Ils proviennent de la transformation directe de cellules épithéliales en cellules musculaires. Ce sont eux que nous étudierons. Les autres, appelés muscles mésenchymateux ou splanchniques, sont involontaires; ils sont formés par les cellules mésenchymateuses provenant des cellules épithéliales qui bordent le cœlome. Ils sont donc formés indirectement.

Ces muscles mésenchymateux n'ont pour nous qu'un intérêt secondaire. Nous passerons donc tout de suite aux muscles somatiques.

Ceux-ci tirent leur origine de la portion segmentée du mésoderme et d'une partie seulement de cette région, qu'il s'agisse de l'amphioxus ou des vertébrés proprement dits (Balfour, Kœlliker, Hertwig) (1).

Chez l'amphioxus tout le mésoderme est segmenté dans le sens dorso-ventral. Secondairement il se produit une fusion des sacs coelomiques dans la région ventrale et la lame splanchnique du mésoderme va donner la musculature intestinale (Balfour, Tourneux) (2).

Chez les vertébrés il se produit une segmentation dorsale partielle, c'est-à-dire que l'épimère et le mésomère seuls sont segmentés et seul l'épimère donne le myotome. Les auteurs s'accordent sur ce point. Mais dans la tête, la segmentation est totale: l'épimère y est segmenté primitivement; la région ventrale qui comprend le inéso-et l'hypomère l'est secondairement par les fentes branchiales.

Les myotomes sont donc formés par le mésoderme. Les cellules de ce mésoderme sont perpendiculaires à

(1) BALFOUR: Embryologie, 1881, page 5.

A. KÖELLIKER: Emb. de l'Homme et des animaux supér. Trad. sur la deuxième édit. allemande, par Schneider 1882. Page 834 et suiv.

HERTWIG: Emb. de l'Homme et des Vert. Trad. Julin, 2^e éd. française 1900. P. 414-415-416.

Ibid.: Handbuch der Vergleichenden und experimentellen entwicklungsbre der Wirbeltiere, 1906. T. III, 1^{re} partie. Pages 24-25-26 et 32-33-34.

(2) BALFOUR: Embryologie 1881. p. 5.

TOURNEUX: Précis d'embryologie humaine, 2^e éd., 1909, p. 96-97.

l'axe du corps; elles élaborent des fibrilles à leur base et à leur périphérie; cette zone formatrice s'étend du côté dorsal et du côté ventral. Il en résulte que la moëlle et la corde dorsale sont entourées de feuillets musculaires étendus d'avant en arrière, feuillets segmentés appelés myotomes. Entre deux segments, le tissu conjonctif forme un myoseptum ou ligament intermusculaire (Hertwig) (1).

Chez les craniotes, le myotome est formé seulement par la région supérieure de la lame splanchnique, c'est-à-dire par le feuillet viscéral de l'épimère.

Chez les sélaciens et les amphibiens l'épimère émet d'abord le sclérotome qui se trouve situé contre la corde et se sépare ensuite du mésomère. Les premiers muscles sont formés par la partie externe du feuillet viscéral de l'épimère. Aux angles dorsal et ventral de l'épimère se trouve une zone de prolifération musculaire. La cavité du myotome est ainsi peu à peu comblée par des éléments nouveaux comme cela se produit chez l'amphioxus (Hertwig) (2). La lame musculaire primitive a ses éléments perpendiculaires à la notocorde. Plus tard, les fibres formées par ces éléments sont parallèles à la notocorde: comment cela s'est-il produit? On admettait jadis un changement d'orientation; aujourd'hui les auteurs reconnaissent là un processus complexe. La lame musculaire se plisse et ses

(1) HERTWIG: Embryol. de l'homme et des vertébrés. 2^e éd. française. Trad. Julin, 1900. Pages 414-415-416, etc.

(2) HERTWIG: Embryologie de l'homme et des vertébrés. 2^e éd. franç. Trad. Julin, 1900. Pages 414-415-416, etc.

plis ou lamelles sont perpendiculaires à la lame primitive. Puis ces lamelles régulières, longues, parallèles, égales, se soudent par leur bord libre pour former des cases musculaires. Ces replis musculaires n'existent pas chez les batraciens (Hertwig) (1).

Hertwig (2) a constaté, chez les batraciens, l'existence d'un prolongement ventral du myotome. Ce prolongement qui se sépare de bonne heure du reste de la protovertèbre se réunirait à la plaque cutanée pour concourir avec elle à la formation de la paroi ventrale.

De plus, cet auteur a remarqué que les myosepta qui, chez l'amphioxus sont dirigés obliquement par rapport à l'axe du corps, se maintiennent dans cette orientation chez les batraciens (3). Mais il ajoute qu'on ignore si ces myosepta peuvent aussi donner naissance à des muscles (4).

Chez les vertébrés supérieurs (oiseaux, mammifères), le sclérotome se forme également aux dépens du segment primordial; ce qui reste ensuite de ce segment primordial n'est autre que le myotome. Comme chez les sélaciens, cette lame musculaire se plisse, mais ici les lamelles sont irrégulières, courtes et se séparent très tôt les unes des autres. Ce phé-

(1-2) HERTWIG: Handbuch der Vergleichenden und experimentellen entwickelungsehre der Wirbeltiere, 1906. P. 24-25-26.

Ibid. Id. pages 24-25-26.

(3) *Ibid.* Emb. de l'homme et des vertébrés. 2^e éd. franç. Trad. Julin 1900. P. 414-415-416.

(4) *Ibid.* Handbuch der Vergleichenden und experimentellen entwickelungsehre der Wirbeltiere, 1906. T. III, I^{re} partie. Pages 24-25-26 et 32-33-34.

nomène se répète; il a pour résultat la formation de fibres musculaires. Cependant, le tissu conjonctif a pénétré entre ces lamelles et ce processus de découpage du feuillet musculaire multiplie la surface de production des fibrilles. Bref, les myotomes sont échelonnés d'avant en arrière (Hertwig) (1) séparés par des septa sur la face dorsale du rachis (5^e jour d'incubation chez le poulet). Cette disposition est éphémère. La plaque cutanée du myotome se réunit au prolongement ventral du myotome dans la somatopleure pour former la musculature de la paroi du corps (Hertwig, Tourneux) (2). D'après Tourneux, les myosepta contiendraient chez les vertébrés supérieurs des vaisseaux et des nerfs (3).

Une question paraît avoir été mal étudiée, c'est celle de l'origine des muscles des membres. Les travaux de Balfour (4) ont établi que la musculature des membres dérive des segments primordiaux. Le bourgeon d'un membre est formé primitivement de mésenchyme; dans ce bourgeon pénètrent des prolongements creux, puis pleins, issus de plusieurs protovertèbres. Ces prolongements musculaires se fusionnent secondairement

(1) HERTWIG: Handbuch der Vergleichenden und experimentellen entwickelungslehre der Wirbeltiere, 1906. T. III., 1^{re} partie. Pages 32-33-34.

(2) *Ibid.*: Même ouvrage. Pages 32-33-34 du même volume.

TOURNEUX: Précis d'embryologie humaine. 2^e éd. 1909. Pages 458-459.

(3) *Ibid.*: Même ouvrage. Pages 458-459.

(4) BALFOUR: Embryologie 1881. Pages 552 et suivantes.

et perdent leurs connexions originelles (Hertwig) (1). Ce processus de formation des membres est remarquable chez les sélaciens. Des phénomènes analogues se passent chez les vertébrés supérieurs (Tourneux) (2). Mais on ignore si les bourgeons musculaires des membres viennent de la lame cutanée ou de la lame viscérale du myotome.

A mesure que se développe le squelette, la métamérie disparaît chez les vertébrés. La métamérie musculaire disparaît la première. Par le perfectionnement du squelette (Hertwig) (3), certains groupes de fibres viennent s'insérer aux apophyses et se séparent ainsi de la masse commune; certains muscles des membres empiètent secondairement sur le tronc dont ils paraissent alors faire partie: un exemple typique de ce changement est le grand dorsal. D'après Koelliker (4) les muscles de la colonne vertébrale, les muscles viscéraux du thorax, les muscles abdominaux changent aussi de position. Certains muscles, d'après le même auteur, changeraient même d'insertion; d'autres (batraciens) disparaîtraient pour réapparaître ensuite.

Malgré toutes ces observations, la formation des dif-

(1) HERTWIG: Emb. de l'homme et des vertéb. 2^e éd. franç. par Julin, 1900. Page 421.

(2) TOURNEUX: Précis d'Embryologie humaine. 2^e éd. franç. Trad. Julin, 1900. Pages 414-415-416, etc.

(3) HERTWIG: Embryologie de l'homme et des vertébrés. 2^e éd. franç. Trad. Julin, 1900. Pages 414-415-416, etc.

(4) KÖLLIKER: Emb. de l'homme et des anim. supérieurs. Trad. sur la 2^e éd. allem. par Schneider, 1882. Pages 834 et suivantes.

férents groupes de muscles par la disparition de la métamérie est encore mal connue (Hertwig) (1).

Nous ne dirons rien de la morphogenèse des muscles de la tête. Cette question, qui sort du cadre de nos recherches est encore, malgré les travaux de Van Wijhe, Rabl, Gœtte, Marschall, Julia Platt, Killian, Dohrn, sujette à controverses. Il nous suffira de dire que, dans la tête comme dans le tronc, les deux feuilletts mésodermiques sont séparés par une cavité cœlomique qui communique avec celle du tronc. Mais à l'inverse de ce qui se passe dans le tronc, le mésoderme tout entier est segmenté. La partie dorsale de chaque segment est homologue de l'épimère: c'est un myotome. La partie ventrale homologue du méso-et de l'hypomère donne les branchiomères. Ces derniers segments sont déterminés par l'apparition des fentes branchiales. Les branchiomères contribuent à former les arcs branchiaux, caractérisés chacun par un squelette, un système musculaire, des vaisseaux et des nerfs particuliers.

(1) HERTWIG: Emb. de l'homme et des vertéb. 2 éd. franç. par Julin, 1900. Pages 414-415-416, etc.

CHAPITRE II

Histogénèse de la fibre musculaire striée.

Nous étudierons l'histogénèse de la fibre striée chez les batraciens et chez les vertébrés supérieurs.

Eycleshymer (1), qui a étudié l'histogénèse de la fibre striée chez *Necturus*, prétend que chez les tout jeunes embryons les éléments de la plaque musculaire ou myoblastes sont réunis en syncytium.

Pour la majorité des auteurs, au contraire, une cellule épithéliale donne naissance à une fibre. Il se produit dans cette cellule une division répétée du noyau et la fibre s'allonge ainsi parallèlement à l'axe du corps (Balfour) (2).

Hertwig (3), tout en reconnaissant ce mode de formation de la fibre striée, en admet un autre : les cellu-

(1) A. C. EYCLESHYMER : *American journal of Anat.* Tome II. 1902-1903. Proceedings of the Association of american anatomists. Pages XIV-XV.

(2) BALFOUR : *Embryologie* 1881. Page 552 et suivantes.

(3) O. HERTWIG : *Handbuch der Vergleichenden und experimentellen entwicklungsehre der Wirbeltiere.* Tome III, 1^{re} partie, 1906. Pages 24-25-26.

les disposées sur plusieurs plans se réuniraient en syncytium, puis il y aurait division répétée des noyaux. Ainsi se formerait une fibre musculaire (A). Le protoplasma où n'apparaissent pas encore les fibrilles, est bourré de granulations vitellines ainsi que Eycleshymer et Hertwig l'ont montré (1). Hertwig qui a étudié des embryons de 3^{mm}5, dit même que ces grains vitellins sont si abondants qu'il est impossible de savoir si la cellule est ou n'est pas déjà striée longitudinalement (2).

Chez les jeunes embryons, les noyaux présentent une membrane nucléaire bien visible. Souvent aussi on trouve dans ces noyaux qui sont situés dans l'axe de la fibre, de nombreuses figures mitotiques. Un reticulum cytoplasmique vient se terminer contre la membrane nucléaire et un réseau de linine qui ne paraît pas avoir de continuité avec ce reticulum, est facilement mis en évidence dans le noyau. De plus, celui-ci contient trois ou quatre plasmosomes sphériques répartis dans la masse nucléaire. Les karyosomes sont nombreux et placés sur le réseau de linine qui établit entre eux des anastomoses (Eycleshymer (3). Bientôt on voit les fi-

(1) A. C. EYCLESHYMER: *Americ. Journ. of Anat.* Changes in the Muscle cell. of Necturus. Tome III, 1904. Pages 285-307.

Et O. HERTWIG: *Handbuch der Vergleichenden und experimentellen entwicklungshere der Wirbeltiere*, 1906. Tome III, 1^{re} partie. Pages 24-25-26.

(2) HERTWIG: *Ibid.*

(3) A. C. EYCLESHYMER: *Ibid.*

(A) FRIED-MEVES (Ueber Neubildung quergestreifter Muskelfasern nach Beobachtungen am Hühnerembryo: *Anat. anz.* 1909 N° 7) a vu dans les membres du Poulet les fibres musculaires se former de la même façon.

brilles, mais elles ne sont pas encore striées; elles sont un produit d'élaboration du protoplasma, un produit de différenciation fonctionnelle. Elles proviendraient, ainsi que l'a résumé M. Prenant (1), de grains sériés ou de filaments continus, d'abord non colorables, qui finiraient par devenir sensibles aux réactifs. Les fibrilles seraient alors des filaments granuleux et monoliformes.

Les fibrilles apparaissent dans la partie du myoblaste orientée vers la notocorde. Hertwig (2), cependant, prétend qu'il y a une polarisation des fibrilles, polarisation déterminée par la situation du myoblaste. A mesure que les fibrilles apparaissent, les grains vitellins disparaissent. Un fait sur lequel a insisté Eycleshymer (3) c'est que les fibrilles sont réunies à chaque extrémité du myoblaste en un faisceau conique dont la base occupe l'extrémité du myoblaste et dont le sommet est voisin de la partie médiane de cet élément. Ce cône, qui n'est pas régulier, a son côté le plus long orienté vers la notocorde. Les deux cônes opposés par le sommet forment une sorte de sablier. A ce stade les plasmosomes tendent à disparaître et les chromosomes grossissent et augmentent de nombre, se placent à la périphérie du noyau, c'est-à-dire dans le voisinage de la zone où s'élaborent les fibrilles. Celles-ci, en effet,

(1) PRENANT: *Archives de Zoologie expérimentale*, 1903. Notes et Revue, numéros 3-4-5-6-7.

(2) O. HERTWIG: *Handbuch der Vergleichenden und experimentellen entwickelungslehre der Wirbeltiere*, 1900. Tome III, 1^{re} partie P. 24-25-26.

(3) A. C. EYCLSHYMER: *Amer. journ. of Anat.* T. II. 1902-1903. *Proceed. of the Assoc. of amer. Anat.* p. 14-15 et id. Tome III, 1904. Pages 285-307.

augmentent de nombre continuellement en même temps que la striation transversale fait son apparition.

Comment se produit cette striation transversale?

Pour Durante (1), dans une même fibrille homogène, on voit d'abord apparaître des points doubles en série régulière. Ces points grossissent et occupent presque toute l'épaisseur de la fibrille, mais sans se fusionner. Puis la fusion s'opère et les points uniques ainsi formés se rapprochent deux à deux sans confluer. Ainsi sont formés deux demi-disques séparés par une bande claire dont la cloison médiane sera plus tard le vestige. Enfin, entre deux disques différents apparaît un mince trait réfringent qui n'est autre que le disque accessoire ou strie d'Amici.^s

Les recherches de Schlater (2) n'ont pas confirmé les vues de Durante. Schlater a montré en effet, que la fibrille est une chaîne métamérisée de courtes et épaisses spirales à un seul tour de spire. Chaque spirale est différenciée à ses deux extrémités en un granulum de plus grand diamètre qui se colore fortement par l'hématoxyline au fer. Cette spirale est un élément contractile. Les éléments contractiles sont réunis les uns aux autres par des filaments extrêmement fins. Schlater ajoute que deux fibrilles réunies par la substance interfibrillaire forment une unité architectonique.

Lorsque les fibrilles se sont étendues à toute la fibre,

(1) DURANTE: (*Voir Cornil et Ranvier: Histologie pathologique. T. II 3^e édition 1902. Pages 87-88.*

(2) G. SCHLATER: La myofibrille du Poulet. Voir: *Histologische untersuchungen über das Muskelgewebe. Tome 66, 1905. Pages 440-467.*

leur diamètre augmente et c'est à ce moment que le sarcolemme fait son apparition. C'est un produit d'élaboration du protoplasma, il joue le rôle de membrane cellulaire.

Les septa intermusculaires sont formés à ce stade. Les cellules mésenchymateuses émigrent entre les myotomes et donnent ainsi naissance aux cloisons conjonctives qui les réunissent.

FIBRE ADULTE. — Nous allons l'étudier dans chacune de ses parties.

Protoplasma. — Les grains vitellins ont complètement disparu. En revanche, il existe de petits grains interstitiels que la majorité des auteurs considère comme une réserve nutritive. Ils manquent dans le sarcoplasme interfibrillaire (Prenant) (1), sont formés de lécithine et sont d'autant plus abondants que le muscle fournit un plus grand travail. Van Gehuchten (2) les considère comme des éléments anormaux qui seraient le premier stade d'une dégénérescence graisseuse du protoplasma.

Noyaux. — Les noyaux d'abord situés dans l'axe de la fibre sont, maintenant, disséminés dans le protoplasma. Leur déplacement a été en rapport avec la formation des myofibrilles: là est le noyau où il y a activité formatrice du protoplasma. Ces noyaux ont un dia-

(1) A. PRENANT: Archives de Zoologie expérimentale, 1904. Numéros 6-7-8. Notes et Revue.

(2) A. VAN GEHUCHTEN: Les noyaux des cellules musculaires striées de la grenouille adulte. Anat. anz. 1889. Page 52.

mètre transversal de 1,5 μ à 12 μ ; leur diamètre longitudinal peut atteindre 76 μ . Ils sont donc étroits et allongés. Quelques-uns n'auraient pas, selon Van Gehuchten (1) de membrane apparente et seraient réduits à un gros filament de nucléine spiralé ou ondulé presque droit. Dans ce dernier cas ils proviendraient du déroulement et de l'étirement du filament chromatique. Quelquefois, le noyau subit une torsion sur lui-même, ce qui lui donne un aspect caractéristique. Ces noyaux, moins colorables que dans les stades embryonnaires contiennent, selon Van Gehuchten (2), un filament nucléinien continu. Les chromosomes, bien que devenus moins importants, sont volumineux; leur nombre est variable. Le noyau présente encore deux plasmosomes polaires.

MÜNCH (3) a retrouvé dans le noyau des fibres striées de la grenouille l'aspect strié transversalement du noyau qu'il attribue comme Van Gehuchten à l'existence d'une spirale de chromatine. La technique qu'il a employée (acide citrique) a conduit l'auteur à ne décrire dans le noyau, que la spirale de chromatine et à nier la membrane nucléaire et le nucléole.

Y a-t-il, autour des noyaux, une certaine épaisseur sarcoplasma?

(1) A. VAN GEHUCHTEN: Les noyaux des cellules musculaires striées de la grenouille adulte. *Anat. anz.* 1889. Page 52.

(2) A. VAN GEHUCHTEN. Ibid.

(3) K. MUNCH: *Arch. f. mikrosk. Anat.* 1903. Tome 62 P. 41. Une planche de dessins.

Oui pour la plupart des auteurs, non pour Van Gehuchten qui estime que le noyau doit se trouver en rapport immédiat avec les fibrilles.

Fibrilles. — Les fibrilles dont nous verrons plus loin la constitution intime, sont réunies en fascicules entourés de sarcoplasme. Vus sur une coupe transversale, ces fascicules présentent une forme polygonale et forment, avec le sarcoplasme qui les sépare, le champ de Cohnheim.

Quand les fibrilles se sont élaborées dans toute la cellule, leur multiplication s'opère par division longitudinale (Eycleshymer) (1). La fibre ne peut que s'accroître fonctionnellement et cette hypertrophie porte surtout sur les fibres fines. L'accroissement se fait surtout dans les dimensions dont dépend la fonction. Les noyaux se diviseraient par amitose (Van Gehuchten) (1). Les faisceaux neuro-musculaires ne paraissent pas modifiés par cette hypertrophie (Morpurgo) (3). Lorsque, au cours du développement, de nouvelles fibres se produisent, c'est uniquement par différenciation de nouveaux myoblastes (Eycleshymer) (4) et non par division des fibres déjà formés. Ce serait du moins ce qui se passe à l'état normal.

(1) A. C. EYCLESHYMER: Notes on the histogenesis of the striated muscle in *Necturus*. *Amer. journ. of Anat.* Tome II, 1902-03. Proceed of the Assoc. of. amer, anat. P. XIV-XV.

(2) A. VAN GEUCHTEN: Les noyaux des cell. musc. striées de la grenouille adulte. *Anat. anz.* 1889. P. 52.

(3) MORPUGO: *Arch. ital. biol.* 1898. Tome 29, p. 65.

(4) EYCLESHYMER (A.-C.): Changes in the Muscle cell. of *Necturus*. *Amer. journ. of Anat.* 1904. T. III. P. 285-307.

A mesure que la cellule vieillit, ses noyaux changent de caractères: les plasmosomes réapparaissent en même temps que les karyosomes diminuent de nombre. La chromatine subit elle-même certaines modifications d'ordre chimique qui n'ont pour nous qu'un intérêt secondaire. Un fait est à signaler cependant: il y aurait (Eycleshymer) (1), dans le disque sombre de la fibrille dont il sera question plus loin, une accumulation de nucléine ou tout au moins de graisse phosphorée. Cette nucléine, de même que celle du noyau, proviendrait de la destruction des grains vitellins.

Passons maintenant au développement de la fibre striée chez les vertébrés supérieurs.

Nous étudierons spécialement ce qui se passe chez les oiseaux; mais étant données les grandes analogies du développement de leurs fibres striées et du développement de celles des mammifères, nous dirons quelques mots de ces derniers.

Chez les embryons de mammifères, les cellules, qu'elles appartiennent aux faisceaux neuro-musculaires ou qu'elles soient purement musculaires, sont de même taille. Bientôt elles s'allongent en fibres et s'épaississent. Enfin, elles arrivent à doubler d'épaisseur; mais tout ceci se fait d'une façon très inégale. C'est ainsi que chez le nouveau-né les fibres ont 6 à 8 μ de diamètre, au plus 10 à 12 μ tandis que chez l'adulte

(1) A. C. EYCLESHYMER: *American journal of Anat.* 1902-1903. Tome II. Voir Proceedings of the Association of american anatomists. P. XIV-XV.

elles sont 6 à 8 fois plus larges; mais leur longueur aussi bien chez le nouveau-né que chez l'adulte est inégale dans un même faisceau.

Chez les oiseaux, le myoblaste a d'abord un seul noyau, puis, dans la fibre qui s'est formée, on en trouve plusieurs. Certains auteurs attribuent ce fait à une fusion des myoblastes. Durante (1) prétend même qu'une partie de ces noyaux deviennent invisibles et que les autres restent sensibles aux réactifs. Pour Hertwig (2), une fibre provient d'un seul myoblaste. Mais les auteurs s'accordent pour admettre que les noyaux se multiplient par mitose. Les processus qui ont lieu dans le noyau de la fibre striée des batraciens se reproduisent ici, et à l'état adulte le noyau, chez les oiseaux, possède une membrane nucléaire bien visible, des chromosomes, un réseau de linine et un nucléole.

De même que chez les batraciens, les noyaux, primitivement situés dans l'axe de la fibre, émigrent, mais au lieu de rester dans la masse cytoplasmique, ils deviennent périphériques et on les voit situés chez l'adulte immédiatement sous le sarcolemme. Ils sont allongés dans le même sens que la fibre et, selon la plupart des auteurs, entourés d'une zone de sarcoplasme.

Le sarcoplasme est d'abord grenu et renferme du glycogène. Puis on voit apparaître, éparses dans le

(1) DURANTE: *V. Cornil et Ranvier: Manuel d'histologie pathologique*. 3^e éd. 1902. Tome II. P. 15-18.

(2) O. HERTWIG: *Handbuch der Vergleichenden und experimentellen entwickelungslehre der Wirbeltiere*, 1906. T. III. 1^{re} partie. P. 32-33-34.

protoplasma, des granulations réfringentes qui bientôt s'agencent en fils, homogènes au début, plus tard hétérogènes par suite de la double striation sur laquelle nous reviendrons tout à l'heure. Les granulations interstitielles existent aussi dans la fibre adulte des Vertébrés supérieurs.

Les noyaux occupent l'axe de la fibre quand les myofibrilles apparaissent, celles-ci se disposent à la périphérie. Elles augmentent d'abord de nombre sans augmenter de diamètre. Leur striation transversale est d'une régularité parfaite, et, chez le nouveau-né, est beaucoup plus nette que la striation longitudinale.

Tous ces caractères qui s'appliquent à la fibre striée des mammifères, se retrouvent probablement chez les oiseaux, mais ce fait demande confirmation.

Quant au sarcoplasme il contient de l'hémoglobine. Sa teneur en cette substance augmente avec l'âge de la fibre, sauf en ce qui concerne le cœur. Cet organe qui est le plus rouge de tous les muscles est celui qui contient le plus d'hémoglobine. Parmi les autres muscles, les muscles blancs n'ont jamais autant d'hémoglobine que les muscles rouges. L'âge de l'animal doit aussi entrer en ligne de compte: ainsi, un bœuf adulte a, dans son tissu musculaire, 20 fois plus d'hémoglobine que le veau. Chez les oiseaux, le sarcoplasme est d'autant plus riche en hémoglobine que le muscle travaille plus et fatigue plus. D'une façon générale on peut dire que la teneur du sarcoplasme en hémoglobine est proportionnelle au degré d'activité du muscle. Ainsi, les muscles lisses des animaux à sang chaud et les mus-

cles striés des Batraciens, par exemple, contiennent relativement peu d'hémoglobine. (Lehmann) (1).

Les auteurs ne sont pas d'accord sur le moment où l'hémoglobine apparaît dans le muscle. Les uns font coïncider son apparition avec celle de la striation; d'autres la font apparaître à la naissance; d'autres enfin à une époque variable.

Après la naissance, les fibres n'ont pas toutes la même taille. Chez le rat, d'après Morpurgo (2), on trouve des fibres minces (7-12 μ); ce sont les plus jeunes. Il existe aussi des fibres épaisses (19-76 μ) plus âgées. Il est à remarquer que les premières ont des noyaux très abondants et que les autres ont des noyaux rares bien que la substance contractile soit plus développée. Il n'y a donc pas de parallélisme entre la prolifération des noyaux et le développement de la substance contractile. L'augmentation de celle-ci est fonction des variations de nutrition.

L'accroissement des fibres se ferait par poussées et de deux façons, soit par accroissement vrai de la fibre, soit par dégénérescence et disparition de certaines fibres (Meek) (3). Ainsi le rat, à sa naissance, a des muscles dont l'épaisseur est de 1mm. 95 et qui contiennent 10.070 fibres. Le rat adulte n'a plus que 4.613 fibres, mais l'épaisseur du muscle est de 4mm. 96. Soit deux cinquièmes de différence. Somme toute, ces phénomè-

(1) K. G. LEHMANN: *Zeits. f. biol.* 1903. T. 45. P. 324.

(2) MORPURGO: *Anat. anz.* 1908. XV. P. 200 et *Arch. path. anat.* 1898 CLI. P. 181.

(3) MEEK. *Anat. anz.* 1898. Tome 14. 619.

nes sont analogues à ceux qui se passent dans l'os. Morpurgo (1), loin d'admettre la diminution du nombre des fibres soutient que des cellules indifférentes donnent naissance à des fibres nouvelles et que les noyaux se multiplient par amitose.

Dans certains cas pathologiques, on trouve des fibres qui sont en voie d'hypertrophie fonctionnelle physiologique. Alors on prétend qu'il se produit dans la fibre une fissure qui la divise en deux portions égales ou inégales, chaque portion étant munie de noyaux. Ainsi se multiplient ces fibres, et selon Durante (2), qui a étudié ces phénomènes, la fibre musculaire peut, de cette façon, arriver à ne posséder qu'un seul noyau et revenir à l'état de cellule indifférente. Et cet auteur voit dans cette régression la preuve qu'une fibre musculaire striée est formée par la fusion de plusieurs cellules.

Si la fibre striée est capable de division et de dégénérescence, on voit aussi dans les cas de leucémie et de lèpre, par exemple, les noyaux se fusionner et dégénérer. Ils deviennent hyperchromatiques, homogènes ou vacuolaires; ils s'atrophient ou s'hypertrophient. On connaît même des cas où ces noyaux font hernie dans le tissu ambiant en raison d'une solution de continuité du sarcolemme. Les cellules autres que les

(1) MORPURGO: *Anat. anz.* XV. P. 200, 1898.

(2) DURANTE: La fibre muscul. striée. Sa régression cellul. Transform. et multiplic. de la fibre contractile. *Presse médicale*, 1900, N° 23. P. 137.

fibres musculaires ont des noyaux dont la structure est tout-à-fait normale. (De Buck et Demoor) (1).

La structure intime de la fibrille a été bien étudiée par les auteurs contemporains. Chaque fibrille est formée de plusieurs segments ou disques sombres séparés par des bandes claires. Toutes les parties claires et sombres sont situées au même niveau sur toutes les fibrilles d'un fascicule et sur tous les fascicules composants d'une fibre musculaire. Il en résulte que la fibre paraît striée en travers. Un disque sombre est séparé en deux demi-disques par la cloison médiane. Chaque demi-disque sombre, à son tour, présente deux segments: l'un, peu réfringent, confine à la cloison médiane, c'est le segment moyen; l'autre, plus réfringent, entre en rapport avec la bande claire, c'est le segment terminal.

La bande claire est parfois segmentée en deux demi-bandes par un disque étroit, assez foncé, le disque accessoire ou strie d'Amici.

Un fait est à noter: la cloison médiane et le disque accessoire cloisonnent transversalement la fibrille et la fibre. Ils seraient des points d'appui qui serviraient à maintenir le parallélisme des fibrilles pendant la contraction.

Cette striation si complexe est due, aussi bien chez les vertébrés supérieurs que chez les batraciens, à l'accumulation de chromatine ou d'une autre substance phosphorée dans certaines parties de la fibrilles (Voir

(1) D. de BUCK et L. DEMOOR: A propos de certaines modifications nucléaires du muscle. *Journal de Neurologie*, 1901. P. 41 et suivantes.

plus haut). Il s'agit là d'un fait général. Cette accumulation de chromatine dans les disques sombres a pour effet de les rendre biréfringents et anisotropes alors que les bandes claires sont monoréfringentes et isotropes.

Holmgren (1) a vu entre les colonnettes de fibrilles des différenciations ordonnées du sarcoplasme, différenciations colorables par l'hématoxyline au fer. Elles emprunteraient leur matière composante aux disques sombres des fibrilles. Ces différenciations protoplasmiques, que Holmgren compare à des grains, seraient en rapport avec la contraction. L'histophysiologie de la fibre striée ne constituant pas l'objet de cette thèse nous ne nous occuperons pas de ces différenciations du sarcoplasme.

Au surplus, Holmgren ne les a vues que chez les insectes et chez les mammifères.

Mais il importe de dire quelques mots de la forme générale de la fibre musculaire, des rapports qu'elle contracte avec les autres fibres, avec le tissu conjonctif et avec les vaisseaux sanguins.

La fibre musculaire striée primitivement cylindrique peut conserver ce caractère durant toute son existence, ou bien par suite de la pression que les autres fibres exercent sur elle, elle prend la forme d'un prisme irrégulier. Ses extrémités peuvent être arrondies ou se terminer en pointe mousse; elles peuvent être libres toutes deux ou toutes deux aboutir à un tendon. En

(1) EM. HOLMGREN: Ueber die Sarcoplasmakômer quergestreifter Muskelfaser. *Anatomischer Anzeiger*. 1907. Tome 31. P. 609.

général, l'une d'elles est libre et l'autre tendineuse. Dans ce dernier cas l'extrémité tendineuse a la forme d'une pointe dentelée ou plutôt taillée en escalier, chaque dent correspondant à un faisceau de fibrilles. (Ranvier) (1).

Les rapports que les fibres contractent entre elles sont des plus simples: elles sont juxtaposées pour former des faisceaux. Mais il existe aussi entre les fibres un tissu conjonctif délicat. Hertwig (2) a vu sur des embryons de grenouille de 8mm. un tissu de réunion entre les divers éléments musculaires. Chez l'animal adulte, grenouille ou vertébré supérieur, ce tissu est formé de quelques cellules étoilées dont les prolongements entourent la fibre (Ranvier) (3). Pour Holmgren (4) ces cellules étoilées enverraient des prolongements dans l'intérieur de la fibre. Ces prolongements se liquéfieraient plus tard laissant à leur place des canaux qui joueraient un rôle très important dans la nutrition de la fibre. Ces trachées, à paroi propre, se ramifieraient un grand nombre de fois entre les fibrilles musculaires. Mais ce tissu conjonctif auquel Holmgren

(1) RANVIER: Traité technique d'histologie. 1885. 2^e édition. Page 394.

(2) HERTWIG: Handbuch der Vergleichenden und experimentellen entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. 1906. Tome 3, 1^{re} partie, P. 24. 25. 26.

(3) RANVIER: Traité technique d'histologie. 1889. 2^e édition. Page 391.

(4) HOLMGREN (Em.): Über die Trophiospongien der quergestreiften. Muskelfasern nebst Bemerkungen über den allgemeinen Bau dieser Fasern. *Archiv. f. mikrosk. Anat.* 1907. T. 71. P. 165.

a donné le nom de *trophosponge* n'a pu être étudié par cet auteur que chez les insectes et chez les mammifères; la technique qu'il a employée (a) ne lui a donné aucun résultat chez les batraciens et chez les oiseaux.

Dans le tissu conjonctif qui entoure les fibres musculaires striées cheminent des vaisseaux: ce sont des capillaires très longs, d'un diamètre de 4 à 6 μ , parallèles au grand axe de la fibre et qui s'envoient transversalement des anastomoses. Ainsi se trouve constitué autour de la cellule le réseau en échelle. Les lymphatiques n'existeraient pas entre les fibres musculaires.

(a) Pour mettre en évidence le Trophosponge, Holmgren a employé le chromate d'argent.

CHAPITRE III

Méthode et technique

Toutes les pièces dont nous nous sommes servi pour l'étude de la fibre musculaire striée ont été fixées par le réactif de Branca. En 1899, M. Branca, dans son étude sur la cicatrisation épithéliale a employé avec succès la technique suivante: sur un excès d'acide picrique cristallisé on verse une solution de bichlorure de mercure saturée à chaud; puis on prend 300 cc. de ce mélange et au moment de fixer les pièces on y ajoute 50 cc. de formol à 40 pour cent et 5 cc. d'acide acétique cristallisable. On laisse les pièces 24 heures dans cette solution; on les lave à grande eau; puis on les durcit en les mettant dans des alcools de plus en plus forts.

Si les pièces sont assez grosses on les lave successivement dans des alcools dont certains sont additionnés de teinture d'iode et dont les autres contiennent du carbonate de lithine. L'iode enlève le bichlorure de mercure, le carbonate de lithium favorise l'expulsion de l'acide picrique.

Pour les très petites pièces, on peut fixer seulement quelques heures et, sans les passer à l'eau on met les pièces au sortir du fixateur dans l'alcool à 50° iodé pendant quelques jours. L'acide picrique s'en va au moment du lavage à l'eau des pièces collées sur lames.

Une fois la pièce fixée et durcie on la plonge dans le xylol pendant 24 heures, puis dans un bain de xylol-paraffine, puis dans la paraffine molle, enfin dans la paraffine dure. Le séjour d'une pièce dans ces divers liquides varie de quelques heures à 24 heures, selon le volume de la pièce; mais nous avons toujours soin de laisser nos pièces au moins 24 heures dans la paraffine molle maintenue en fusion à 38°, après quoi nous procédons à l'inclusion rapide dans la paraffine à 54°.

Nos coupes, pratiquées en série, sont collées sur lames à l'eau albumineuse, puis mises à l'étuye pour les dessécher. Après 24 heures nous débarrassons les coupes de la paraffine en les plongeant dans le xylol, puis nous leur faisons subir une série de lavages dans des alcools de degré progressivement décroissant; enfin nous les lavons à l'eau courante. Ces opérations terminées nous plongeons les coupes dans une solution d'alun de fer à 1,5 pour cent, selon la méthode de Heidenhain. Au bout de 24 heures, elles sont mordancées, et après un lavage à l'eau nous les mettons dans une solution aqueuse d'hématoxyline à 0 gr. 50 pour cent où nous les laissons encore 24 heures, après quoi elles sont d'une teinte uniforme d'encre de Chine.

Nous les lavons à l'eau légèrement afin d'enlever

l'excès d'hématoxyline et nous les décolorons par l'alun de fer au titre indiqué précédemment, mais d'une façon progressive en suivant au microscope la marche de la décoloration.

La décoloration est parvenue au degré voulu; alors nous faisons un lavage à l'eau afin d'enlever l'excès d'alun qui pourrait exagérer la décoloration. Puis les coupes sont plongées dans un bain d'éosine pendant un temps variable; on lave à l'eau légèrement pour enlever l'excès d'éosine et on les plonge dans une solution alcoolique de vert lumière. On lave ensuite dans l'alcool à 95° et l'alcool absolu; enfin on plonge la pièce dans le xylol pour l'éclaircir.

Nous avons essayé de remplacer l'éosine par le réactif de Van Gieson, sans grand succès. Quant au xylol destiné à éclaircir les coupes, il est bon de le saturer d'acide phénique. De cette façon la déshydratation est rapide, inoffensive et parfaite.

Au sortir du xylol phéniqué nous collons la lamelle sur la coupe avec le baume de Canada.

Cette méthode de coloration des coupes, dans l'éosine et le vert, est indiquée par M. le professeur Prenant. La technique que nous avons suivie nous a été apprise par M. Branca. Elle nous a donné les résultats suivants: le protoplasma est coloré en rose violacé; les noyaux ont un nucléole coloré en noir; les grains de chromatine sont colorés en violet foncé. Les fibrilles qui ont leurs contours également teints en violet présentent des stries transversales d'un violet-noir d'une remarquable netteté. Le tissu conjonctif est teint en vert.

CHAPITRE IV

Histogénèse des fibres musculaires chez la grenouille

Stade de 5^{mm}5. — La coupe longitudinale d'un têtard de grenouille de 5^{mm}5 montre que dans la partie moyenne du corps les myotomes ont une forme polyédrique. Ils sont en rapport, du côté de l'axe du corps avec une mince lamelle mésenchymateuse et avec la notocorde (1), en dehors avec la peau qui contient des granules pigmentaires.

Ils sont limités par des septa très minces qui sont

(1) La notocorde est à ce moment formée d'éléments bien différents selon les points considérés. A sa périphérie existe une assise cellulaire à peu près continue; au centre, au contraire, on voit des éléments d'aspect réticulé dont le noyau occupe une plage de cytoplasme plus ou moins étoilée et s'irradiant sous forme de lamelles anastomotiques. Dans tous les éléments de la notocorde on trouve: 1° des grains vitellins beaucoup plus abondants dans les cellules périphériques que dans les cellules centrales; 2° de très fins granules pigmentaires. A la périphérie de la notocorde, les grains sont souvent tassés les uns contre les autres.

convexes en avant et concaves en arrière. Ces septa sont formés de fibrilles conjonctives accolées les unes aux autres, légèrement ondulées et perpendiculaires à la direction des fibres musculaires qui viennent s'y insérer. Entre l'extrémité d'une fibre et le septum il existe un petit espace où l'on voit parfois des filaments conjonctifs qui prolongent la fibre et qui semblent être des tendons en miniature. Les septa sont teints en rose sur les pièces colorées par l'hématoxyline au fer et l'éosine.

Les fibres des myotomes sont distinctes, à bords presque rigoureusement parallèles. A faible grossissement le sarcoplasme paraît grenu, mais avec les objectifs à immersion on y voit de très fines granulations parfois alignées en série et qui sont peut-être des mitochondries. Il contient aussi des grains vitellins nombreux, ovoïdes, plus ou moins globuleux, de taille variable : les plus gros atteignent presque le diamètre des noyaux.

Ceux-ci apparaissent dans les coupes en nombre variant de 1 à 5. Ils sont arrondis ou ovalaires, presque aussi larges que la fibre, tantôt espacés, tantôt serrés en file les uns contre les autres. L'un d'entre eux mesure sur une de nos coupes $23\ \mu$ de longueur sur $10\ \mu$ de largeur. Ils contiennent un nucléole plus ou moins central, très gros ($4\ \text{à}\ 5\ \mu$), réfringent, unique le plus souvent, parfois double. Les grains de chromatine répartis dans tout le noyau et parfois accolés à la membrane nucléaire sont arrondis, plus ou moins réguliers, de taille variable.

Stade de 6^{mm}. — Au stade de 6^{mm} les myotomes apparaissent d'autant moins évolués qu'on se rapproche davantage de l'extrémité de la queue. Les septa sont obliques d'avant en arrière et de dedans en dehors et leur obliquité est d'autant plus marquée que l'on s'éloigne davantage de la base de la queue.

Les grains vitellins commencent à diminuer de nombre; sur les coupes transversales ils sont souvent orientés en rayons autour du noyau qui occupe le centre de la fibre qui, parfois, cependant, est rejeté par ces mêmes grains vitellins à la périphérie. Les noyaux allongés parallèlement à l'axe de la fibre ont des grains de chromatine. Le sarcoplasme semble réticulé du fait de la présence des enclaves; il contient de très fines granulations de pigment. Les fibrilles bien développées sont striées en travers sur toute leur longueur.

Stade de 7^{mm}. — Au stade de 7^{mm}, les seuls détails à signaler sont les suivants: le myotome s'est allongé; les myofibrilles sont nettement plus nombreuses. A noter également la diminution des grains vitellins: cette diminution est d'autant plus nette que l'on examine des myotomes situés plus près de l'extrémité céphalique. On constate également l'existence de fins granules de pigment épars dans tout le cytoplasme. Quelques cellules musculaires ont leurs noyaux en voie de division mitotique.

A l'examen de coupes transversales intéressant le myotome, la moëlle et la notocorde, on remarque que la partie ventrale du myotome est plus riche en grains

vitellins que le reste de ce myotome et que les fibrilles se développent avec prédilection dans la partie de la cellule tournée vers la notocorde (1).

Stade de 8^{mm}. — Sur les coupes colorées par l'hématoxyline au fer, l'éosine et le vert lumière, le septum se colore en vert vif alors que le cytoplasme de la fibre est coloré en rose.

Les noyaux ont tendance à s'allonger parallèlement à l'axe des fibres.

Stade de 9^{mm}. — Au stade de 9^{mm}, le sarcoplasme est très réduit; les myofibrilles groupées par paquets refoulent les grains vitellins qui persistent encore. Le noyau est allongé parallèlement à l'axe de la fibre, son nucléole persiste. Les fibrilles bien développées ont leur disque sombre segmenté par la cloison médiane.

Stade de 10^{mm}. — Chez la grenouille de 10^{mm} le myotome est plus étroit à ses deux extrémités qu'à sa partie médiane. Par sa face interne il est accolé étroitement aux ganglions spinaux et par son autre face il est accolé à l'épidermie. Dans les fibres musculaires, on constate comme dans la moëlle des mitoses nombreuses. Les fibrilles ont pris un développement que nous n'avons pas encore noté, de telle façon que le myotome semble formé par des faisceaux de fibrilles alternant

(1) A ce stade, la notocorde est différente de ce qu'elle était précédemment. Au pourtour, il existe une assise continue d'éléments aplatis, au centre un tissu réticulé. Les grains vitellins sont notablement diminués de nombre.

avec des noyaux séparés les uns des autres par des grains de pigment fort peu nombreux. Les grains vitellins, dont le nombre s'est encore réduit, sont situés dans des vacuoles claires qui sont peut-être des artifices de préparation.

Sur les coupes transversales on note que les fibres les moins évoluées ont leur fibrilles tournées vers la notocorde. Quelques-unes, cependant, ont un noyau axial. Les fibres les plus riches en myofibrilles sont celles qui sont le plus près de la notocorde. La chromatine du noyau est extrêmement réduite.

Stade de 11^{mm}. — Au stade de 11^{mm}, les myotomes ont la forme de parallélogrammes, mais ils sont bien plus larges au tronc qu'à la queue. Les septa sont très nets et très étroits au tronc. A la queue, les intervalles qui séparent les myotomes sont très larges et occupés par du tissu conjonctif réticulé.

Les fibres dont certaines n'ont plus du tout de grains vitellins, ont quelquefois des faisceaux de fibrilles très rapprochés, de telle sorte que les noyaux situés entre ces faisceaux sont étroits et allongés parallèlement à l'axe de la fibre. Les faisceaux de fibrilles situés vers la notocorde sont plus gros que ceux qui sont voisins de l'épiderme; ces derniers ont un sarcoplasme plus abondant: le tiers seulement d'une coupe de fibre de 16 μ est occupé par les fibrilles, alors qu'une fibre interne de 30 μ a les 3/4 de sa surface occupée par les fibrilles.

Ces caractères des fibres sont surtout visibles sur les

coupes transversales qui montrent que la plus grande partie des fibrilles sont situées du côté de la notocorde, alors que le noyau occupe la partie externe de la fibre (1).

A un stade ultérieur, on constate qu'il existe dans les septa de la queue des cellules pigmentaires. Les grains vitellins sont disparus. Dans les fibres, les noyaux situés au voisinage des septa sont parfois horizontaux au lieu d'être verticaux. Ils sont souvent aplatis et ont parfois 2 nucléoles, régulièrement arrondis qui sont, soit superposés, soit juxtaposés.

Ces noyaux, dont la longueur varie de $12\ \mu$ à $25\ \mu$, la largeur de 6 à $10\ \mu$, et dont l'épaisseur est de $2\ \mu$ environ, ont une membrane d'une extrême minceur. Leur nucléole central ou excentrique mesure de 2 à $3\ \mu$. Il existe aussi un réseau de linine qui paraît souvent s'attacher sur le nucléole, des grains de chromatine arrondis, anguleux ou polymorphes qui sont situés sur le réseau de linine quand celui-ci est encore coloré et qui, d'autre part, s'accumulent contre la membrane nucléaire à laquelle ils donnent un aspect monoliforme ou au noyau tout entier, une apparence étoilée.

Nous ajouterons qu'à ce stade il existe des capillaires dans les myotomes.

Plus tard, au moment où la grenouille perd sa queue on trouve dans les pattes postérieures de l'animal des fibres d'une largeur de 10 à $11\ \mu$, des noyaux allongés et aplatis dont la longueur varie de 15 à $18\ \mu$ et l'épaisseur de 3 à $5\ \mu$. Le nucléole mesure environ $2\ \mu$.

(1) A ce stade, les grains vitellins de la notocorde sont disparus.

Grenouille adulte. — Chez la grenouille adulte, nous observons des fibres de diamètre très différent. L'une de ces fibres a un calibre de 28 μ ; dans le même muscle nous en trouvons une autre qui mesure 190 μ . Les noyaux de ces fibres, coupés transversalement, ont une largeur qui varie de 8 à 3 μ et une épaisseur de 1 à 3 μ . La coupe de ces noyaux est quelquefois très irrégulière. En longueur, ces noyaux mesurent de 30 à 13 μ . Leur nucléole mesure de 1 à 2 μ .

Le développement des fibres musculaires chez *Alytes obstetricans*

Rappelons ici, d'un mot, les intéressantes particularités de développement que présente l'embryon d'*alytes obstetricans*.

L'œuf, pondu par la femelle, n'évolue pas spontanément. Le mâle enroule autour de ses pattes postérieures des grappes d'œufs et, lorsque l'embryon est en état de sortir de l'œuf et de mener la vie libre, le mâle dépose les grappes dans un endroit humide. Nous avons vu au laboratoire, les jeunes achever de sortir de l'œuf dans la petite nappe d'eau qu'on avait ménagée dans un coin de l'aquarium.

Pour avoir les premiers stades il faut ouvrir l'œuf avec des ciseaux et recevoir, avec de grandes précautions, l'embryon dans le réactif fixateur. Il faut avoir soin de ne pas manipuler ces embryons qui sont d'une fragilité et d'une mollesse extrêmes.

Nous avons recueilli des pièces à partir de l'embryon

long de 7^{mm} et nous regrettons de n'avoir pas pris les stades antérieurs, car, à ce moment, la formation du muscle était déjà très avancée, les grains vitellins disparus et la striation bien marquée. Un observateur non prévenu aurait même pu croire que le développement de la fibre musculaire de la grenouille de 11^{mm} se continuait chez les embryons d'Alytes de 7^{mm}. La grenouille, au sortir de l'œuf, est donc loin d'avoir atteint le degré de développement présenté par A. obstétricans observé dans les mêmes conditions.

Embryons de 7^{mm}. (Avant l'éclosion): Les myotomes sont plus longs au tronc qu'à la queue et plus larges. Ils ne vont pas jusqu'au bout de la queue et leur taille semble décroître proportionnellement à celle de la queue et de la notocorde. Ils ont les mêmes rapports que chez la grenouille; c'est-à-dire que, par leur face interne, ils sont en rapport avec la notocorde (1) ou avec les ganglions spinaux et la moëlle, et que, par leur face externe, ils sont en rapport avec la peau. Les septas obliques d'avant en arrière et de dedans en dehors, sont d'autant plus obliques que l'on avance davantage vers l'extrémité caudale. Leur épaisseur est sensiblement la même partout.

Les fibres plus ou moins distinctes les unes des autres sont presque totalement fibrillées. Les noyaux, serrés entre les faisceaux de fibrilles, sont disposés en colonnes, alignés en série, tantôt au contact, tantôt écar-

(1) La notocorde débarrassée des grains vitellins a l'aspect de la notocorde adulte.

tés les uns des autres. Parfois on peut compter sept ou huit noyaux dans la coupe d'une même fibre. Ils sont allongés parallèlement à l'axe du myotome, assez irréguliers, pourvus d'une membrane nucléaire nette; ils ont un ou deux nucléoles, des grains de chromatine assez gros, irréguliers, souvent allongés en bâtonnets ou ovoïdes ou étoilés; et répartis dans tout le noyau.

Le cytoplasme est grenu, il occupe les espaces interposés entre les noyaux; les fibrilles sont nettes et striées sur toute leur longueur. Les grains vitellins n'existent plus à ce stade.

Sur les coupes transversales, les fibres sont nettement distinctes les unes des autres; les fibrilles en occupent la plus grande partie. Les noyaux sont refoulés à la périphérie.

1^{er} jour. — Les myotomes de la queue sont plus courts et plus étroits que ceux du tronc; une assise de cellules pigmentaires les sépare toujours du derme cutané. Les septas sont nets au tronc, étroits, linéaires, pourvus de noyaux allongés, quelquefois en bâtonnets. On trouve des capillaires placés en regard d'une des extrémités du septum. Dans la queue, les espaces qui séparent les myotomes sont de plus en plus larges; ils sont angulaires, à sinus tourné vers la notocorde; ils ne possèdent pas de cloison transversale (septum), mais ils sont remplis par un tissu formé de cellules conjonctives qui contient souvent des vaisseaux sanguins. Dans l'épaisseur du myotome, on ne trouve pas encore de tissu conjonctif ni de vaisseaux sanguins.

Les fibres sont nettes; elles sont un sarcoplasme grenu, réduit à une étroite traînée. Les noyaux ont un nucléole plus ou moins central; les grains de chromatine, répartis dans tout le noyau, ont la forme de grains ou de bâtonnets courts, plus ou moins réguliers. Les fibrilles occupent presque toute la fibre; on voit nettement dans leurs disques sombres la cloison médiane.

Sur les coupes transversales, les fibres apparaissent arrondies ou polygonales; leurs noyaux sont situés du côté de la surface cutanée, alors que les fibres sont rejetées du côté de l'axe du corps. Les noyaux plus ou moins réguliers, sont réniformes et leur concavité est tournée vers le centre de la fibre.

4^e jour. — L'obliquité des septas est telle que les myotomes ont une base légèrement concave, tournée vers la notocorde, une face postérieure concave également et une face antéro-externe convexe.

Les fibres sont tassées les unes contre les autres sans formations conjonctives interposées, de telle façon que ces fibres se compriment réciproquement. Néanmoins, une membrane apparaît nettement en certains endroits. Les noyaux, le plus souvent ovalaires sont, quelquefois, allongés et très étroits; leurs grains de chromatine sont irrégulièrement étoilés et répartis autour du nucléole. A l'intérieur du noyau existe un réseau de linine. Quant au sarcoplasme, il est extrêmement réduit.

5^e jour. — Les vaisseaux n'apparaissent pas encore à l'intérieur du myotome. Les fibres, plus grosses qu'au

stade précédent ont un sarcolemme bien visible et les champs de Cohnheim sont nets. Les noyaux, toujours périphériques, sont généralement aplatis entre les fibrilles et le sarcolemme, recourbés en tuile à concavité tournée vers les fibrilles.

6^e jour. — A ce stade, les myotomes se sont étendus vers l'extrémité de la queue. Les premiers myotomes de la queue sont séparés par un espace angulaire à sinus tourné vers la ligne médiane. A mesure qu'on s'éloigne de la base de la queue, la cloison conjonctive augmente d'épaisseur et changeant de forme, elle devient irrégulièrement trapézoïde.

Les fibres sont du même calibre dans tous les myotomes; seule leur longueur diffère. Les myotomes de la queue moins larges que ceux du tronc ne possèdent donc que quelques fibres (1).

7^e jour. — A ce stade, des capillaires sanguins pénètrent déjà les muscles céphaliques, mais n'existent pas encore dans les myotomes du tronc.

Les fibres n'ont qu'une mince couche de sarcoplasme périphérique renflée au niveau des noyaux. Ce sarcoplasme est grenu. La chromatine est répartie dans tout le noyau.

Sur les coupes transversales on voit nettement que les fibres voisines de la peau sont moins grosses, ont moins de fibrilles et ont un sarcoplasme plus abon-

1) Voir le tableau placé avant les conclusions.

dant que les fibres plus rapprochées de la ligne médiane.

8^e jour. — Au niveau des espaces qui séparent les myotomes de la queue, les fibres musculaires se terminent en pointe mousse ou en biseau.

Au 9^e jour, un fait important est à signaler : l'apparition des capillaires dans les myotomes du tronc. Les mitoses nucléaires sont nombreuses et dans les fibres jeunes les noyaux irréguliers, sont littéralement bourrés de chromatine.

Les muscles céphaliques n'ont de sarcoplasme que ce qui forme le champ de Cohnheim.

10^e jour. — Les myotomes disposés de part et d'autre autour de la queue vont en diminuant d'épaisseur à mesure que l'on s'éloigne de la base de la queue. Les septa sont très nets.

La cloison terminale des fibrilles est bien visible, de même que la cloison médiane. Le disque sombre semble formé de deux articles réfringents et renflés unis par un segment moins large et moins réfringent.

Le sarcoplasme est abondant dans les fibres voisines de la peau.

Au 11^e jour, nous ne signalerons que l'irrégularité des myosepta.

15^e jour. — Le sarcoplasme encore bien développé dans certaines fibres et surtout visible sur les coupes longitudinales. Sur les coupes transversales on remar-

que que les fibres périphériques sont plus petites, ont moins de fibrilles et un sarcoplasme plus abondant que les fibres rapprochées de l'axe du corps. Dans ces fibres périphériques, les fibrilles sont situées du côté de l'axe du corps, le sarcoplasme et les noyaux du côté de l'extérieur.

16^e jour. — Les fibres des myotomes de la queue ne sont pas fibrillées sur toute leur longueur. Leurs extrémités sont formées de sarcoplasme. Dans l'une de nos coupes, nous remarquons des noyaux dont l'un est en état de division mitotique au stade de spirème. Ce spirème est entouré d'une zone plus claire non limitée par une membrane visible.

17^e jour. — On peut dire que les myotomes du tronc sont plus longs, plus larges, plus réguliers, plus serrés les uns contre les autres que ceux de la queue. A mesure qu'on approche de l'extrémité caudale, ils deviennent plus courts, plus étroits, plus espacés. Le septum est continu avec le tissu conjonctif interposé dont il a la structure. Les myotomes de la queue ont seulement, sur les coupes, deux ou trois fibres musculaires, alors que ceux du tronc peuvent en avoir une dizaine.

Dans les fibres, la réduction du sarcoplasme est telle que la plupart des noyaux semblent entourés complètement par les fibrilles.

18^e jour. — Nous remarquons que les fibres des myotomes rapprochés du tronc n'ont pas à leur extrémité ce sarcoplasme que nous avons signalé chez l'em-

bryon du 16^e jour. Elles sont fibrillées sur toute leur longueur et semblent être directement en rapport avec le tissu conjonctif des septa.

Sur les coupes transversales, on constate un fait intéressant: certains noyaux, en petit nombre, sont à l'intérieur de la fibre, au milieu des fibrilles. On constate également ce fait sur les coupes longitudinales.

29^e jour. — La plupart des noyaux ont un ou deux nucléoles et un réticulum de linine à mailles si fines que la substance nucléaire offre une apparence grenue.

La coupe transversale nous montre que les fibres périphériques sont toujours moins évoluées que les fibres plus rapprochées de l'axe du corps. Néanmoins, elles sont augmentées de volume et leurs fibrilles sont plus nombreuses que dans les stades précédents. En même temps les fibres nous apparaissent ordonnées suivant le plan frontal, avec une régularité presque mathématique, ce qui nous permet de voir que la quantité de sarcoplasme diminue progressivement en allant de la périphérie vers l'axe du corps. Le sarcolemme est tout à fait bien développé.

Chez l'embryon du 35^e jour, les zones de tissu conjonctif étendues entre les myotomes de la queue s'ordonnent parallèlement aux fibres de ces myotomes et paraissent leur faire suite. Cette disposition est inverse de celle que l'on observe au tronc. Ces septa de la queue se présentent sur une même pièce avec un aspect variable. Vers l'extrémité de la queue il s'agit d'un tissu conjonctif, jeune, formé de cellules étoilées, très

richement anastomosées, orientées en tous sens, et continu sans ligne de démarcation avec le tissu conjonctif ambiant et en particulier avec la lame conjonctive qui sépare les fibres musculaires du côté droit et du côté gauche.

A mesure qu'on se rapproche de la racine de la queue on voit ces cellules s'orienter, au niveau des espaces intermusculaires, parallèlement au grand axe de la queue.

De plus, on constate un peu plus haut, que ces septa sont formés, 1° de cellules conjonctives dont les noyaux sont très apparents et dont le corps cellulaire grenu ne peut être délimité, mais se colore en rose avec l'éosine. On trouve en outre, des fibres conjonctives, étroites, réfringentes, légèrement onduleuses, plus ou moins parallèles. Ces fibres qui n'échangent aucune anastomose, se teignent en vert par le vert lumière employé après l'éosine; et, à son extrémité, chaque petit faisceau conjonctif se dissocie en un pinceau de fibrille qui s'étale et s'insère sur le sarcolemme de la fibre musculaire. Ce sarcolemme est tantôt appliqué contre du sarcoplasme, tantôt étroitement accolé contre l'extrémité des fibrilles.

CHAPITRE V

Résumé général

Dans les recherches que nous avons faites sur la fibre musculaire des batraciens, nous avons surtout envisagé les muscles des segments primordiaux et ce n'est que pour comparaison qu'accessoirement nous avons examiné les muscles des membres et de la tête.

Au moment où se forment les segments primordiaux les cellules des plaques musculaires sont identiques entre elles, parsemées de grains de pigment et bourrées de grains vitellins à un tel point qu'il est très difficile d'étudier les premiers stades du développement des myofibrilles.

Puis les cellules s'allongent, s'orientent verticalement, s'insèrent entre deux septa successifs et multiplient leurs noyaux par mitose. C'est à ce moment que l'on voit apparaître les fibrilles avec leur striation transversale et elles apparaissent alors que les grains vitellins bourrent encore le corps cellulaire. Elles se

développent au centre de la cellule (1) ; plus rarement elles sont rejetées un peu excentriquement, et les noyaux sont répartis à l'opposé du point où se développent les fibrilles : tandis que celles-ci se développent du côté tourné vers la notocorde ou plutôt du côté de l'axe du corps, les noyaux sont rejetés vers l'extérieur. En outre, le développement des fibrilles est plus précoce du côté de la moëlle et de la notocorde que dans la partie externe du myotome. La disparition des grains vitellins est plus tardive dans la portion ventrale que dans le reste du myotome. A un degré assez avancé du développement les vaisseaux apparaissent à l'intérieur du myotome et les fibres, sur une coupe frontale, sont alignées avec une régularité presque mathématique.

Au cours du développement de la fibre musculaire, le noyau subit des modifications de forme et de taille. Alors que dans les fibres jeunes le noyau est arrondi ou ovalaire, il s'allonge, s'aplatit, devient plus étroit, acquiert une forme irrégulière à mesure que la cellule avance en âge. Il augmente de volume, mais non proportionnellement à l'accroissement de la fibre : les fibres croissent beaucoup et les noyaux très peu. Les nucléoles subissent une diminution notable. A noter que les noyaux se multiplient et que cette multiplication semble s'arrêter à peu près au moment où s'effectue la régression de la queue. C'est du moins ce que

(1) POUCHET et TOURNEUX ont figuré le sarcoplasme rejeté d'un côté de la fibre, et les fibrilles de l'autre côté chez l'Axolotl. Il n'en est donc pas de même chez Alytes et chez la Grenouille.

l'on observe dans les muscles des membres. Nous remarquerons aussi, au cours du développement de la fibre musculaire, que les noyaux, au lieu de rester périphériques, cheminent vers l'intérieur de la cellule; mais ce déplacement est toujours tardif.

La chromatine du noyau, abondante dans les premiers stades, diminue de plus en plus à mesure que se développent les fibrilles. Celles-ci sont colorées en noir par l'hématoxyline au fer suivie de l'éosine et du vert lumière. Dans les mêmes conditions le sarcoplasme est coloré en vert. Sur les préparations traitées par la même méthode et fortement décolorées, les myofibrilles sont d'un rose vif tandis que le sarcoplasme est vert. Ces myofibrilles, d'abord en fort petit nombre, deviennent de plus en plus nombreuses, mais nous n'avons jamais vu le paquet fibrillaire affecter la forme de sablier signalée par Eycleshymer. A force de se multiplier, les myofibrilles finissent par envahir tout le corps cellulaire et on peut dire qu'il y a développement inverse du sarcoplasme et des fibrilles. Nous n'insisterons pas sur les détails de la striation qui sont très connus (1); il nous suffira de dire qu'après fixation au Flemming, les articles sombres des myofibrilles se colorent en rouge vif par la safranine et en violet

(1) M. BRANCA qui avait remarqué que les coupes transversales de fibrilles ont toujours le même aspect a comparé l'épaisseur des cases musculaires à l'épaisseur des coupes. Le rapport est égal à $1/2$. On conçoit donc que les cases musculaires étant d'épaisseur moitié moindre que celle de la coupe, il y en ait deux superposées dans une même coupe, ce qui explique l'aspect toujours le même des coupes transversales de fibrilles.

par le violet de gentiane, et que les cases musculaires s'allongent à mesure que la fibre se développe.

Le sarcoplasme extrêmement abondant au début, est extrêmement réduit à la fin. Au début, il forme toute la cellule et il est chargé de grains vitellins. Puis ceux-ci diminuent de nombre à mesure que les myofibrilles se développent et que les grains de pigment apparaissent. A ce moment, le sarcoplasme est réduit à une gaine périphérique qui envoie à l'intérieur de chaque fibre quelques cloisons qui isolent un petit nombre de fascicules de myofibrilles. Enfin l'augmentation du nombre des fibrilles et la réduction progressive du sarcoplasme, réduction qui précède toujours la disparition des grains vitellins, vont créer sur la coupe transversale de la fibre les champs de Cohnheim. Nous ajouterons que nous avons cherché sans succès dans la fibre musculaire des Batraciens, le trophosponge qu'Holmgren n'a pu trouver que chez les Insectes et les Mammifères.

Le sarcolemme se développe tranquillement en tant que membrane isolable; mais dès les premiers stades du développement on constate que le sarcoplasme qui limite la fibre musculaire se colore plus intensément que le reste de ce même sarcoplasme.

Quant aux septa, leurs caractères sont très différents selon qu'on étudie les septa du tronc ou ceux de la queue. Alors qu'au tronc, les septa sont minces, obliques par rapport à l'axe du corps, à la queue ils sont formés d'abord du tissu conjonctif banal de la queue avec sa structure typique. Peu à peu on voit

les éléments conjonctifs s'ordonner plus au moins parallèlement entre les extrémités adjacentes de deux myotomes consécutifs et simuler un véritable tendon haut, volumineux, large, irrégulier, possédant parfois des cellules pigmentaires et même des vaisseaux. Nous ferons remarquer ici que les myotomes limités par ces septa de la queue, sont toujours moins avancés en développement que ceux du tronc, si bien que la queue disparaît alors que les fibres musculaires qu'elle contient n'ont pas atteint le stade adulte.



TABLEAU

montrant l'augmentation de longueur des septa de la queue et la diminution parallèle des myotomes (*Alytes* du 35^e jour)

MYOTOME DE LA BASE DE LA QUEUE

Longueur du côté externe: 168 μ 10
Largeur: 112 μ 06

Premier septum (incomplet)

Longueur: 21 μ 5
Largeur: 27 μ 5

Deuxième septum (incomplet)

Longueur: 30 μ 1
Largeur: 31 μ 8

Troisième septum (incomplet)

Longueur: 56 μ 8
Largeur: 27 μ 5

Quatrième septum (complet)

Longueur (côté interne): 60 μ 3
Longueur (côté externe): 25 μ 8
Largeur: 27 μ 5

5^e Myotome

Longueur: 100
Largeur moyenne: 14 μ 6

Cinquième septum

Longueur (côté interne): 81 μ 8
Longueur (côté externe): 52 μ 5
Largeur moyenne: 21 μ 5

6^e Myotome

Longueur (côté interne): 77 μ 5
— (côté externe): 64 μ 6
Largeur: 17 μ 2.

Sixième septum

Longueur (côté interne): 73 μ 2
Longueur (côté externe): 10 μ 3
Largeur: 14 μ 6.

CONCLUSIONS

1° Les cellules de la plaque musculaire s'allongent, s'orientent verticalement à mesure que leurs noyaux se multiplient par mitose.

2° Les noyaux assez gros, régulièrement ovalaires, excentriques au début, s'accroissent, mais peu, ils deviennent irréguliers, allongés, aplatis plus tard et cheminent vers l'axe de la fibre.

3° La chromatine abondante au début, se réduit de plus en plus à mesure que se développent les fibrilles.

4° Les myofibrilles apparaissent avec leur striation transversale alors que les grains vitellins sont encore très abondants. Elles apparaissent le plus souvent dans l'axe de la fibre. Leur développement est inverse de celui du sarcoplasme.

5° Le sarcoplasme d'abord très abondant, se réduit progressivement au point de ne former dans la fibre adulte qu'une mince couche périphérique et de minces travées entre les colonnettes fibrillaires.

6° Les grains vitellins très abondants au début, dis-

paraissent peu à peu et alors qu'ils existent encore on constate l'existence de granules pigmentaires dans le sarcoplasme.

7° Le sarcolemme non individualisé au début s'individualise de plus en plus nettement et prend les caractères d'une membrane propre.

8° Les fibres des septa, perpendiculaires aux fibres musculaires dans le tronc, leur sont parallèles dans la queue où le septum simule un tendon.

9° Les vaisseaux, qui existent d'une façon précoce dans les septa, ne pénètrent que tardivement dans les myotomes.

Vu et approuvé,
Le Président de Thèse,

NICOLAS.

Vu : Le Doyen,
D. LANDOUZY.

Vu et permis d'imprimer.
Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris.
L. LIARD.

LÉGENDE DES FIGURES

- FIG. 1. — Éléments du segment primordial chargés de grains vitellins avant l'apparition des myofibrilles. [Embryon de *Rana esculenta* de 5mm. 5] (Gr=800)¹.
- FIG. 2. — Coupe transversale de la totalité d'un myotome d'*Alytes obstetricans*. En haut la gaine de la moëlle, en la face externe du segment. Les cellules musculaires sont d'autant plus grosses et plus riches en fibrilles qu'elles sont plus rapprochées de l'axe du corps. (Gr=800).
- FIG. 3. — Les myofibrilles encore réduites à un petit faisceau dans les cellules musculaires. On ne voit pas ici la limite des fibres musculaires dont le sarcoplasme est bourré de grains vitellins. (Gr=800).
- FIG. 4. — Coupe transversale d'une fibre musculaire au même stade: au centre un petit faisceau de myofibrilles; au pourtour le sarcoplasme avec les noyaux. (Gr=800).

(1) Les figures 1, 2, 4, 6, 10 ont été dessinées sur des préparations que nous a prêtées M. Branca.

FIG. 5. — Stade plus avancé en coupe longitudinale chez *A. obstetricans* (6^e jour après l'éclosion). Au centre un gros faisceau de myofibrilles; au pourtour le sarcoplasme semé de noyaux de part et d'autre de la fibre. (Gr=1500).

FIG. 6. — Coupe transversale d'une fibre de la mâchoire inférieure. Au centre un épais cordon de myofibrilles; à la périphérie la gaine de sarcoplasme avec un noyau aplati. (Gr=800).

FIG. 7. — Les myotomes de la queue séparés par du tissu conjonctif réticulé. A la partie supérieure de la figure, la peau. (Gr=97).

FIG. 8. — Un septum conjonctif de la queue, à fort grossissement. (Gr=800).

FIG. 9. — Un septum conjonctif à un stade plus avancé. (Gr=97).

FIG. 10. — Le même septum à fort grossissement. Les fibres conjonctives sont développées; elles sont orientées parallèlement et terminées en pinceau à leur extrémité insérée sur le sarcolemme. Entre les fibres conjonctives, le protoplasma et les noyaux des cellules conjonctives. (Gr=800).

FIG. 11. — Fibre musculaire de la cuisse après la résorption de la queue. On voit le détail des myofibrilles et la cloison terminale. (Gr=1500).

FIG. 12. — Coupe transversale d'un segment de fibre musculaire de grenouille adulte. (Gr=1500).

FIG. 13. — Coupe longitudinale d'une fibre de grenouille adulte. (Gr=1500)

THE UNIVERSITY OF MICHIGAN LIBRARY

1125

THE UNIVERSITY OF MICHIGAN LIBRARY

1125

1125

1125

THE UNIVERSITY OF MICHIGAN LIBRARY

THE UNIVERSITY OF MICHIGAN LIBRARY

THE UNIVERSITY OF MICHIGAN LIBRARY

1125